Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.	29	141–157	München, 29. 12. 1989

Die *Plesiosorex*-Funde (Insectivora, Mamm.) aus der Kiesgrube Maßendorf (Obere Süßwassermolasse Niederbayerns)

Von MANFRED SCHÖTZ*)

Mit 9 Abbildungen

Kurzfassung

Aus der Kiesgrube Maßendorf werden 23 *Plesiosorex-germanicus*-Zähne beschrieben und mit anderen Funden verglichen. Die morphologische Übereinstimmung der *P. coloradensis*-Zähne aus den USA mit dem neuen Maßendorfer *Plesiosorex*-Material weist auf eine gemeinsame Abstammung hin. Allem Anschein nach ist die Gattung im Untermiozän von Europa nach Nordamerika eingewandert. Als Verbindungsweg zwischen beiden Kontinenten wird die Thule-Landbrücke in Erwägung gezogen, die vermutlich erst vor 24–20 Millionen Jahren unter dem Meeresspiegel versank.

Abstract

From the fossil site of Maßendorf (Upper Freshwater-Molasse of Lower Bavaria) 23 teeth of *Plesiosorex germanicus* are described and compared with forms from Europe and North America. In size and morphology *P. coloradensis* from the USA is very similar to *P. germanicus* from Bavaria. This raises the possibility for an immigration of this genus from Europe to North America at the beginning of Miocene. Perhaps a small corridor between the two kontinents was formed about 24–20 Mill. years ago by the Thulean land bridge.

1. Einleitung

In den bekannten Kleinsäugerfaunen besitzen *Plesiosorex*-Reste stets einen sehr großen Seltenheitswert. Zum ersten Mal tauchen Funde im Oligozän Frankreichs auf. BLAINVILLE (1838) beschrieb diese als *Erinaceus soricinoides*. POMEL (1854), der die Reste den Myogalidae zuordnete, führte den Namen *Plesiosorex* ein. Bis heute ist die genaue systematische Stellung dieser ausgestorbenen Gattung nicht zufriedenstellend geklärt. Während SCHLOSSER (1888) und VIRET (1940) mehr den erinaceiden Charakter der Funde betonten, wurde von HOFMANN (1892), BUTLER (1948) und WILSON (1960) vor allem ihr soricinoides Aussehen hervorgehoben. Man hat die Funde aber auch schon irrtümlich in die Nähe der Desmaninae (SEEMANN 1938) oder der Tupajidae (STROMER 1928) eingereiht. Heute folgen die Autoren meist der Auffassung von BUTLER

*) M. SCHÖTZ, Amselweg 7, 8311 Lichtenhaag

(1948), der *Plesiosorex* zusammen mit den nordamerikanischen Gattungen *Metacodon* und *Meterix* in der eigenständigen Familie Metacodontidae vereinigt hat, deren Ursprung unbekannt ist.

Die Gattung ist in Europa vom Mitteloligozän bis zum Ende des Mittelmiozäns nur durch wenige, meist sehr fragmentäre Reste belegt. In Frankreich sind aus Chaufours in der Limagne, das dem Stampien zugerechnet wird (Blainville 1839, Pomel 1854), sowie aus Marseille-St. Andrè (Stampien) und Chaveroche (Aquitan) (Viret 1940, 1946), die ältesten Funde bekannt. Diese Unterkiefer wurden als *P. soricinoides* beschrieben oder in die Nähe dieser Art gestellt. Ein einzelner M^3 aus der Schweiz (Boudry-Viaduc 1; MN 1/2a), von Engesser als *Plesiosorex* sp. abgebildet (Mojon et al., 1985: Abb. 14), könnte ebenfalls dazugehören. Aus jüngeren Fundstellen wurden zwei Unterkieferbruchstücke aus Schönegg und Voitsberg im steirischen Tertiär (Helvetien; MN 4) einer neuen Art *(P. styriacus)* zugeordnet (Hofmann 1892, Thenius 1949). Weiteres Material lieferten die Schweizer MN 5-Fundstellen Watt und Rümikon (Engesser 1979), sowie die süddeutschen Fundorte Günzburg (Schlosser 1887/1888) und vor allem Viehhausen (MN 6), mit dem reichen *P. germanicus*-Material (Seemann 1938). Die jüngsten europäischen *Plesiosorex*-Zähne stammen aus Anwil (Schweiz; MN 8) und dem Flinz bei München (Aumeister, Großlappen). Engesser (1972) begründete mit den Anwiler Funden die neue Art *P. schaffneri*, während die wenigen Zähne aus der Umgebung Münchens unbestimmt blieben.

Innerhalb Europas hat man bisher vier *Plesiosorex*-Arten unterschieden: *P. soricinoides*, die Typusart der Gattung, *P. styriacus*, *P. germanicus* und *P. schaffneri*. Hinzu kommt *P. coloradensis* aus Quarry A, Colorado, USA (Hemingfordian), eine nordamerikanische Art, die Wil-

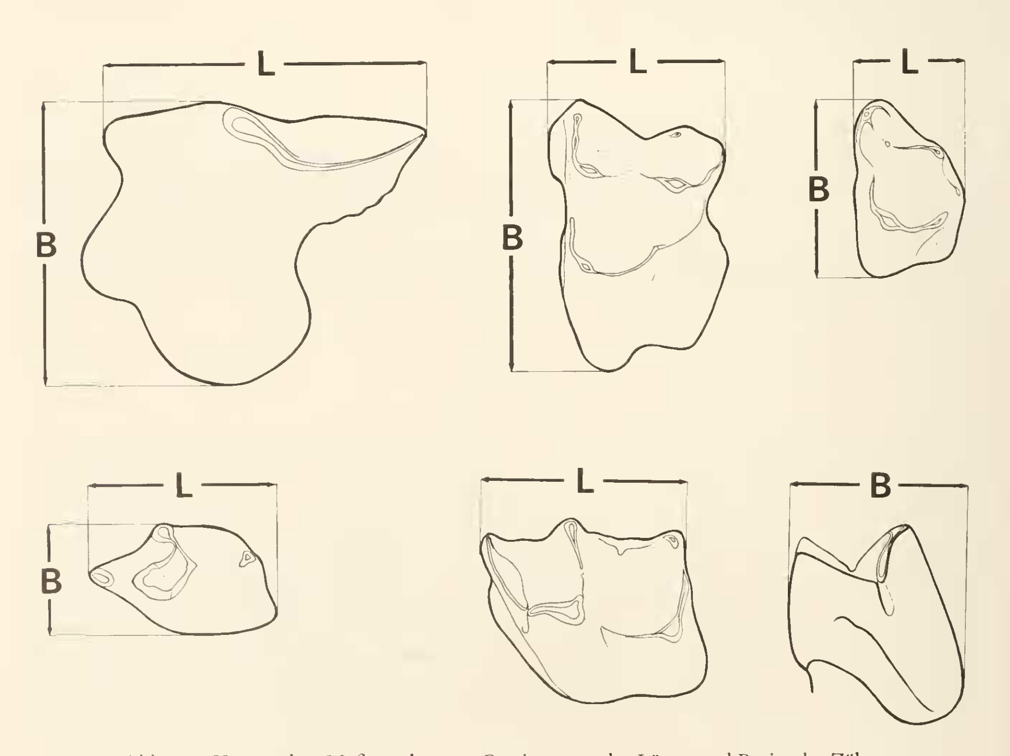


Abb. 1: Verwendete Meßstrecken zur Bestimmung der Länge und Breite der Zähne.

SON (1960) wegen der großen Ähnlichkeit mit europäischen *Plesiosorex*-Funden so benannt hat. Neues, bisher noch unveröffentlichtes Material wurde aus den USA (ENGESSER 1979) und aus dem Oligozän der Schweiz (ENGESSER & MAYO 1987) angekündigt. Nach einer mündlichen Mitteilung von Dr. HEIZMANN werden *Plesiosorex*-Reste aus der neuentdeckten Fundstelle Ulm-Westtangente (MN 2a) demnächst von Dr. ZIEGLER veröffentlicht.

Die Alterseinstufung der Fundstellen erfolgte nach FAHLBUSCH (1976, 1981). Das beschriebene Zahnmaterial ist in der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie in München (BSP) unter der Sammlungsnummer 1980 IX aufbewahrt. Länge und Breite der Zähne wurden unter einem Stereomikroskop mit dem Okularmikrometer gemessen. Die dabei verwendeten Meßstrecken sind in Abb. 1 dargestellt. Nähere Hinweise zur Lage, Zeitstellung, Geologie und Fauna der Fossil-Fundstelle Maßendorf findet man bei SCHÖTZ (1983) und UNGER (1983).

Herr Prof. Dr. FAHLBUSCH hat die Arbeit freundlicherweise durchgesehen und einen Besuch in der Würzburger Sammlung des Paläontologischen Instituts vermittelt, wofür ich Ihm herzlich danken möchte. Dank schulde ich ferner Herrn Prof. Dr. FÜRSICH, der erlaubte, das Viehhausener Material zu untersuchen. Herrn Dr. HEIZMANN bin ich für den Hinweis auf neues *Plesiosorex*-Material aus der Fundstelle Ulm-Westtangente dankbar. Für die Aufnahme dieser Arbeit in den Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie darf ich wieder Herrn Dr. P. WELLNHOFER danken.

2. Die Maßendorfer *Plesiosorex*-Zähne

Mit 23 Zähnen ist der Maßendorfer *Plesiosorex* im Vergleich zu anderen Fundstellen verhältnismäßig gut dokumentiert. Auf Grund der großen Übereinstimmung mit *P. germanicus* aus Viehhausen wurden die Maßendorfer Funde dieser Art zugeordnet.

Metacodontidae BUTLER 1948
Plesiosorex POMEL 1854
Plesiosorex germanicus (SEEMANN 1938)

Material und Maße: BSP 1980 IX (Meßstrecken siehe Abb. 1):

1 P_4	1 re	Nr. 232 (2,41 × 1,37)	
3 M_1	1 re/2 li	Nr. 223 (3,77 × 2,63)	Nr. 224 (3,77 × ?)
		Nr. 225	
4 M_2	3 re/1 li	Nr. 226 (2,63 × 1,96)	Nr. 227 (2,74 × ?)
		Nr. 228 (2,66 × 2,13)	Nr. 229 (2,48 × 2,07)
2 M_3	2 re	Nr. 230 (2,07 × 1,63)	Nr. 231 (2,33 × 1,78)
3 obere Antemolaren		Nr. 214 (1,78 × 1,07)	Nr. 215
		Nr. 216	
1 P^3	1 li	Nr. 191 (2,55 × 2,00)	
1 P^4	1 li	Nr. 180 (4,11 × 3,64)	
4 M^1	3 re/1 li	Nr. 217 (3,40 × 4,88)	Nr. 218
		Nr. 219	Nr. 220
2 M^2	2 li	Nr. 221 (2,40 × 3,44)	Nr. 222 (2,41 × 3,59)
2 M^3	1 re/1 li	Nr. 178 (1,52 × 2,37)	Nr. 179 (1,37 × 1,96)

Insgesamt 23 Zähne oder Zahnbruchstücke von mindestens 3 Tieren.

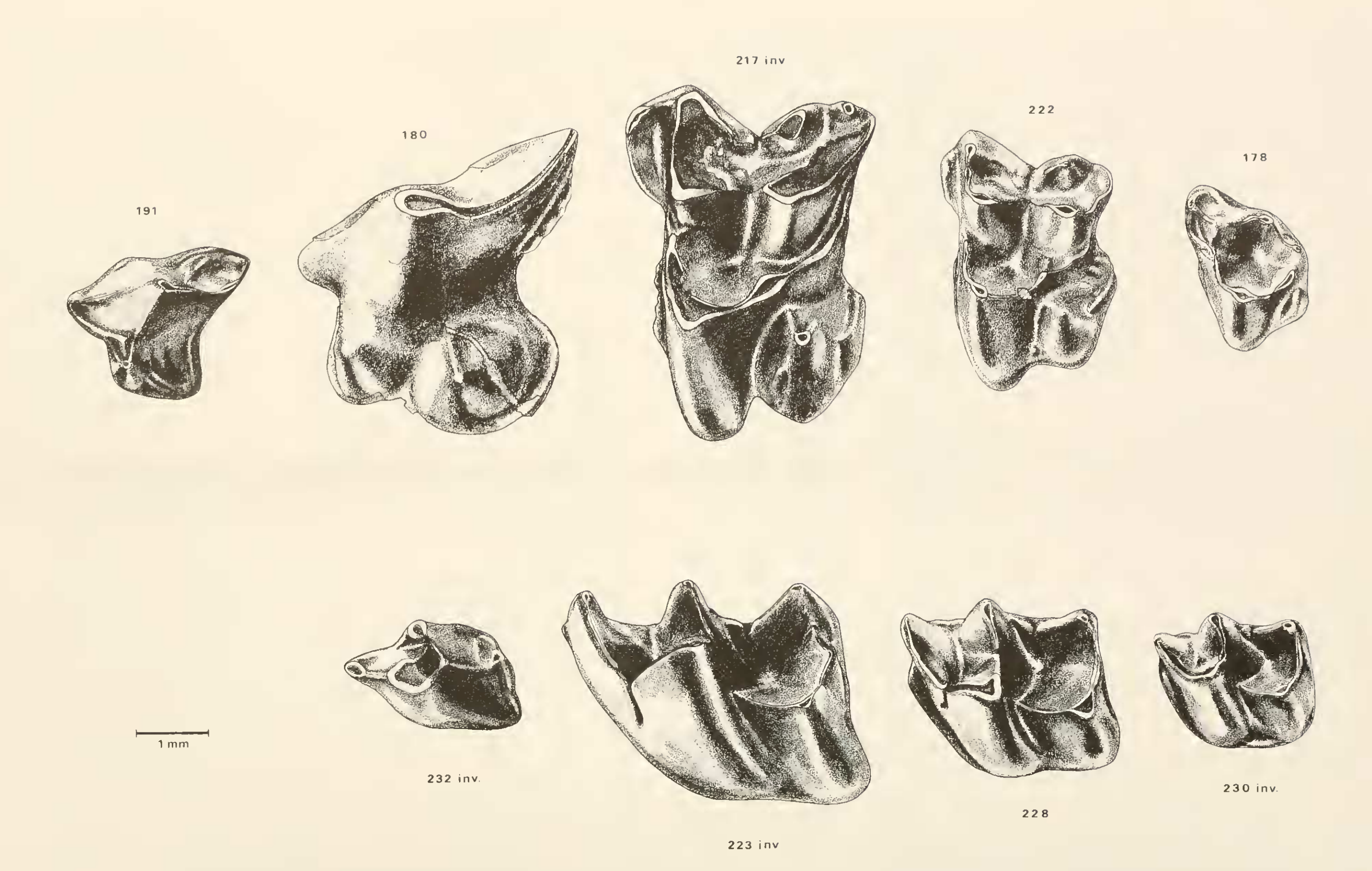


Abb. 2: *Plesiosorex germanicus* aus Maßendorf. Maxillar- und Mandibularbezahnung ($P^3 - M^3$, $P_4 - M_3$) aus Einzelzähnen zusammengesetzt (inv. = spiegelbildlich gezeichnet).

Beschreibung der Zähne (Abb. 2–6):

Der einzige P^3 besitzt einen schmalen, kräftigen Paraconus, von dem ein Grat zur rückwärtigen Ecke des Zahns herabzieht. Zwei weitere Kanten verbinden die Hauptspitze mit dem kleinen vorderen Parastyl-Höcker und dem einzigen lingualen Innenhügel. Von dort aus führt ein Grat nach vorne zum Parastyl. Ein großer, stark korrodierter P^4 wird ebenfalls *Plesiosorex* zugeordnet. Er besitzt einen markanten Paraconus, von dem ein kräftiger Grat zur hinteren labialen Ecke schwingt. An der rückwärtigen Basis dieser hinteren Spitze befindet sich ein kurzes, aber starkes Cingulum. Ein niedriges Parastyl setzt sich vom vorderen Zahnrand ab. Sein typisch unverwechselbares Aussehen erhält der Prämolar aber durch das kreisförmige Talon, das lingual weit nach hinten hinausragt. Die beiden etwa gleichhohen Innenhügel – wobei der Hypoconus etwas massiger ist – erreichen nicht die Höhe des Paraconus.

Die M^1 sind sehr breit. An dem selenodonten Trigon ist distal vom Protoconus ein Talon angefügt, das einen kegelförmigen Hypoconus trägt. Der Protoconus ist, im Vergleich zu den anderen drei gleichgroßen Hügeln, die kräftigste und höchste Erhebung. Der Protoconus-Hinterarm zeigt in Richtung Metastyl, das er aber nicht ganz erreicht. Im Unterschied zu Zahn Nr. 217 läuft bei den anderen zwei M^1 (Nr. 218, 219) vom Metaconulus ein zusätzlicher, kurzer Grat zum Fuß des Metaconus. Der Hypoconus ist bei allen Zähnen vom Protoconus-Hinterarm deutlich abgesetzt. An ihm lassen sich stets zwei Grate erkennen. Einer führt nach labial, wo er bald endet, während der andere zum Fuß des Protoconus-Hinterarms verläuft. Am Zahn Nr. 218 zieht zusätzlich ein schmaler Grat die linguale Wand des Hypoconus hinauf. Der Rest eines solchen Grates ist bei Zahn Nr. 217 nur mehr als kleiner Schmelzwulst vorhanden. Ein weiterer Grat verbindet den Fuß des Hypoconus mit der labialen Ecke des Talons. Mesial vom Paraconus bildet die Innenecke einen kräftigen, ohrenförmigen Vorsprung. Ferner bemerkt man auf der Höhe des Protoconus Reste eines Vordercingulums. Reich gegliedert ist der labiale Zahnvorsprung, der in der Mitte einen flach keilförmigen Einschnitt aufweist. Drei in Größe

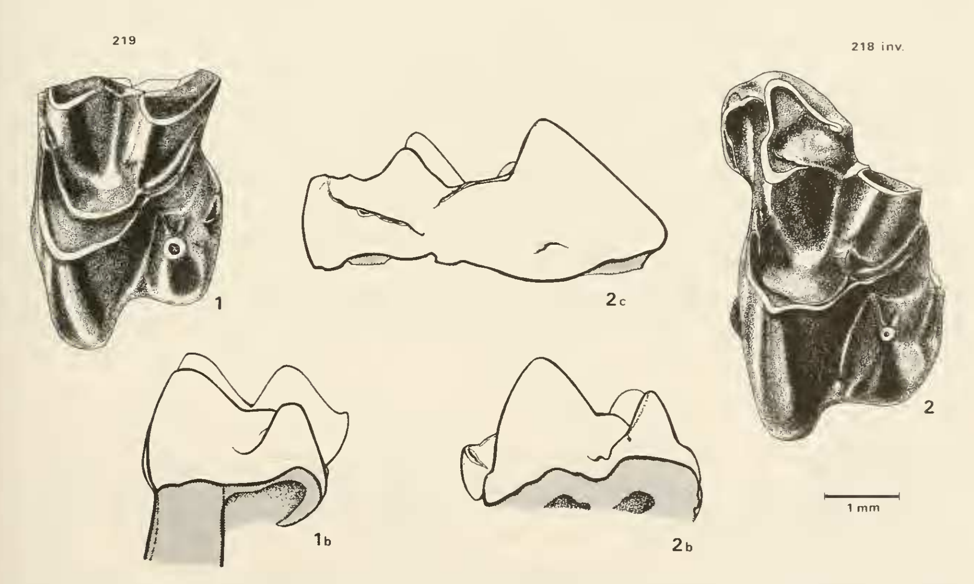


Abb. 3: *Plesiosorex germanicus* aus Maßendorf. Zwei M^1-Fragmente. (inv. = spiegelbildlich gezeichnet, a = von labial, b = von lingual, c = von mesial, d = von distal)

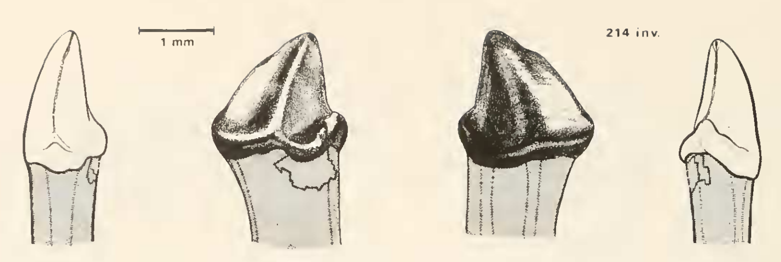


Abb. 4: *Plesiosorex germanicus* aus Maßendorf. Oberer Antemolar. (inv. = spiegelbildlich gezeichnet, a = von labial, b = von lingual, c = von mesial, d = von distal)

und Form recht unterschiedliche Höcker sind labial durch Einschnitte voneinander getrennt. Die M^2 gleichen im Bau ganz den M^1, besitzen jedoch kleinere Maße. Außerdem ist der ohrenförmige Vorsprung an der Vorderseite der Zähne nicht so stark ausgeprägt, und am labialen Zahnrand fehlt das dem Metastyl gegenüberliegende kleine Höckerchen. Die vordere Hälfte der M^3 ist gut entwickelt und besteht aus einem kräftigen Protoconus und Paraconus. Selbst die Ausbuchtung an der labialen Vorderseite des Zahns und eine Andeutung des Cingulums sind schwach zu erkennen. An der hinteren, stark reduzierten Zahnhälfte bildet der Metaconus nur mehr einen schmalen, verdickten Grathöcker. Das Talon mit dem Hypoconus ist zu einer knollenartigen Ausbuchtung an der hinteren Protoconus-Wand geschrumpft. In Anwil hat ENGESSER 6 Zähne unter Vorbehalt als obere Antemolaren von *Plesiosorex* beschrieben. Auch in Maßendorf fanden sich 3 Zähne, die mit der Abbildung bei ENGESSER (1972: Abb. 9) übereinstimmen.

Der schmale, zweiwurzelige P_4 besteht aus einer zentralen Hauptspitze, an die sich vorne und hinten kleine Basalspitzen mehr oder weniger stark anlehnen. Im oberen Drittel ragt eine niedrigere Nebenspitze schräg aus der Innenwand. Ein seitliches Cingulum fehlt. Der wenig abgekaute M_1 zeigt steile Höcker und scharfkantige Grate. Die größte Spitze bildet das Protoconid. Para-, Meta- und Hypoconid sind etwa gleich hoch, während das Entoconid etwas niedriger ist. Ein schmaler Spalt durchzieht die äußere Paralophid-Wand von oben bis zur Mitte. Durch Trigonid und Talonid wird der Zahn in zwei etwa gleichgroße Hälften geteilt. Zwischen Hypo- und Entoconid ist deutlich ein Hypoconulid sichtbar. Die vom Entoconid nach vorne zum Metaconid ziehende linguale Wand wird kurz vor dem Metaconid von einem Einschnitt unterbrochen. Ein Cingulum fehlt den Zähnen, nur unten an der vorderen, lingualen Ecke ist stets noch ein schwacher Rest davon vorhanden. Die M_2, die kleiner und niedriger sind, gleichen in ihrer Morphologie ganz den M_1. Allerdings besitzen alle Zähne an der Vorderseite ein kräftiges Cingulum, das vor dem Paraconid abrupt endet. Die Spitzen der wesentlich kleineren M_3 sind stumpfer. Ein deutliches Vordercingulum ist vorhanden, ja stellenweise lassen sich Andeutungen eines Außencingulums erkennen. Eine schmale Kerbe in der Paralophid-Wand läßt sich nicht mehr feststellen.

Diskussion

Große Bedeutung für die Einstufung des Maßendorfer *Plesiosorex*-Materials besitzen die zeitlich nahestehenden Arten *P. styriacus* und *P. germanicus*. Der Viehhausener *Plesiosorex* wurde erstmals von SEEMANN (1938) als *Myogale germanica* beschrieben. VIRET (1940), der diese Zähne aus eigener Anschauung kannte, veröffentlichte sie als *P. germanicus*. Das Material aus Schönegg und Voitsberg (Österreich) bestimmte HOFMANN (1892) zuerst als *Sorex styriacus*,

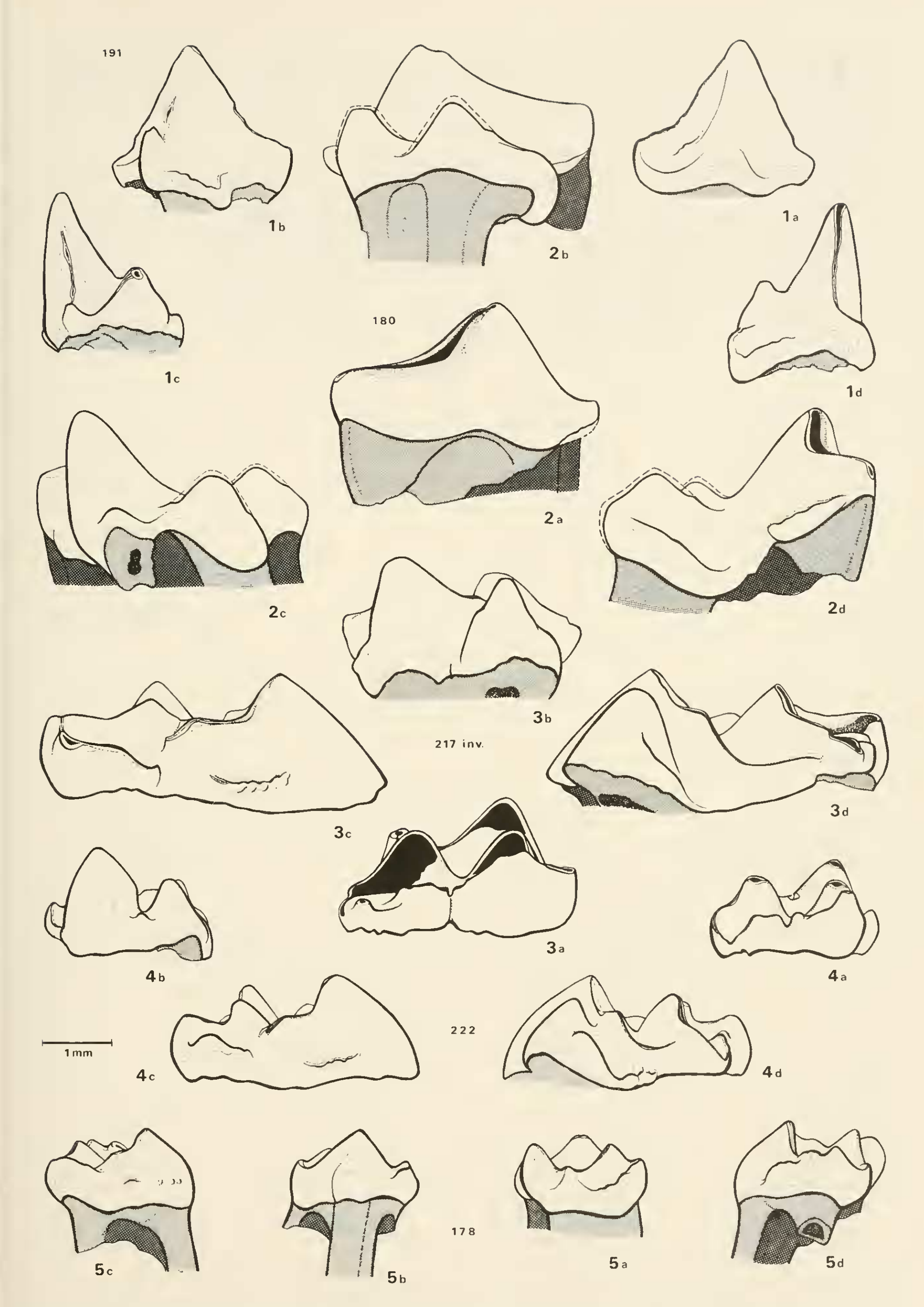


Abb. 5: *Plesiosorex germanicus* aus Maßendorf. Seitenansichten der oberen Zähne (P^3-M^3) aus Abb. 2. (inv. = spiegelbildlich gezeichnet, a = von labial, b = von lingual, c = von mesial, d = von distal)

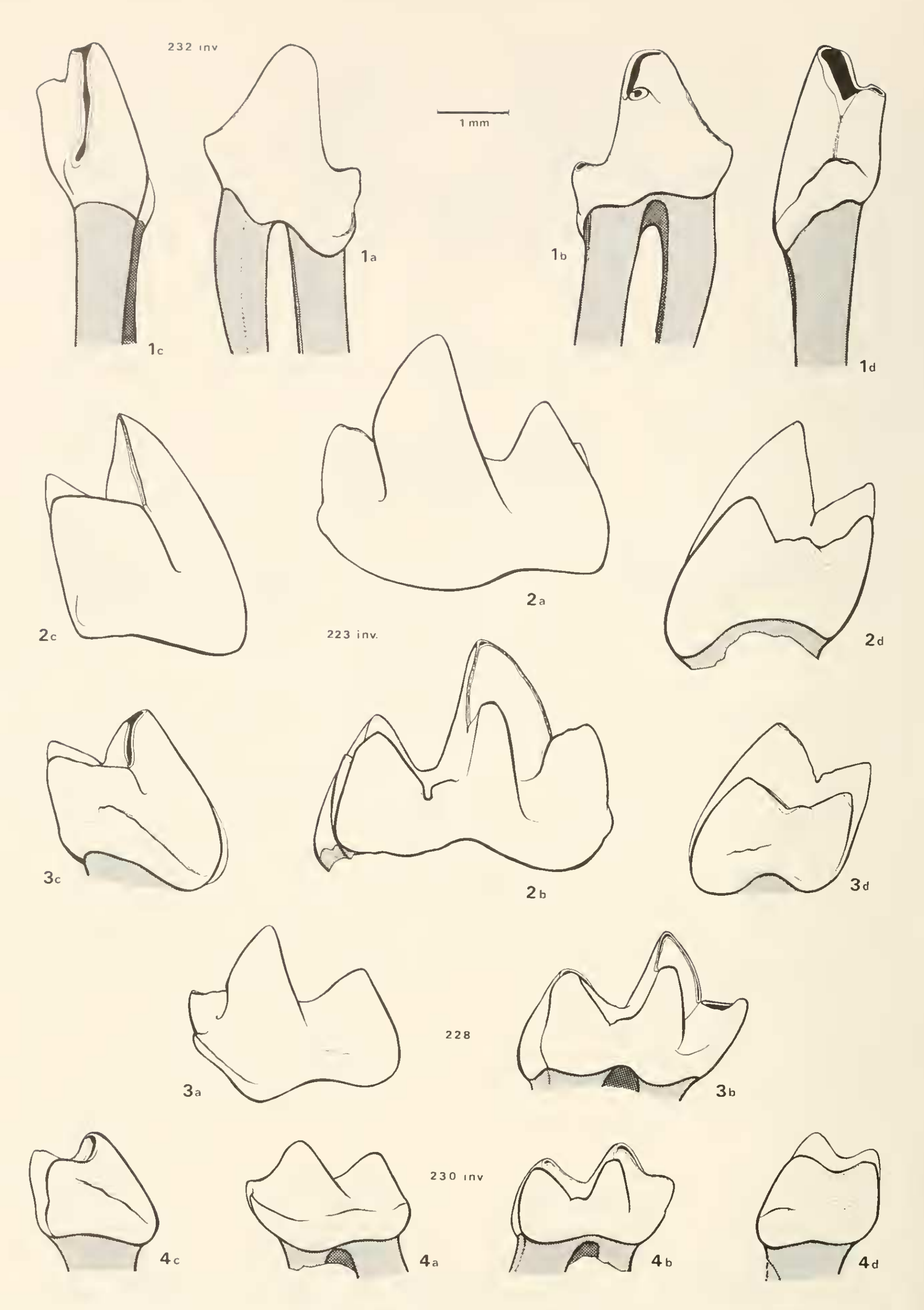


Abb. 6: *Plesiosorex germanicus* aus Maßendorf. Seitenansichten der unteren Zähne (P_4–M_3) aus Abb. 2. (inv. = spiegelbildlich gezeichnet, a = von labial, b = von lingual, c = von mesial, d = von distal)

während THENIUS (1949) es später der Gattung *Plesiosorex* zuordnete. Er hielt dabei *P. germanicus* aus Viehhausen für synonym mit *P. styriacus* aus der Steiermark. WILSON (1960) übernahm die Auffassung von THENIUS, während ENGESSER (1972) dem Außencingulum an den unteren Molaren auf den Abbildungen bei SEEMANN (1938) große Bedeutung für eine spezifische Trennung beimaß. Er plädierte für die Aufrechterhaltung beider Arten, da die Abbildungen der *P. styriacus*-Zähne (THENIUS 1949: Abb. 4, 5) nicht die geringste Spur eines Vorder- oder Außencingulums erkennen ließen. Wie sich die Molaren des Oberkiefers unterscheiden, blieb ungewiß, da aus der Typusfundstelle von *P. styriacus* nur zwei Unterkieferbruchstücke bekannt sind. ENGESSER (1979: Taf. 5 a) hat *Plesiosorex*-Funde aus Watt und Rümikon in der Schweiz *P. styriacus* zugeordnet und einen M[1] aus Rümikon abgebildet. Der Zahn ist klein und schlank, läßt aber wegen der starken Abkauung keine weiteren Unterschiede erkennen.

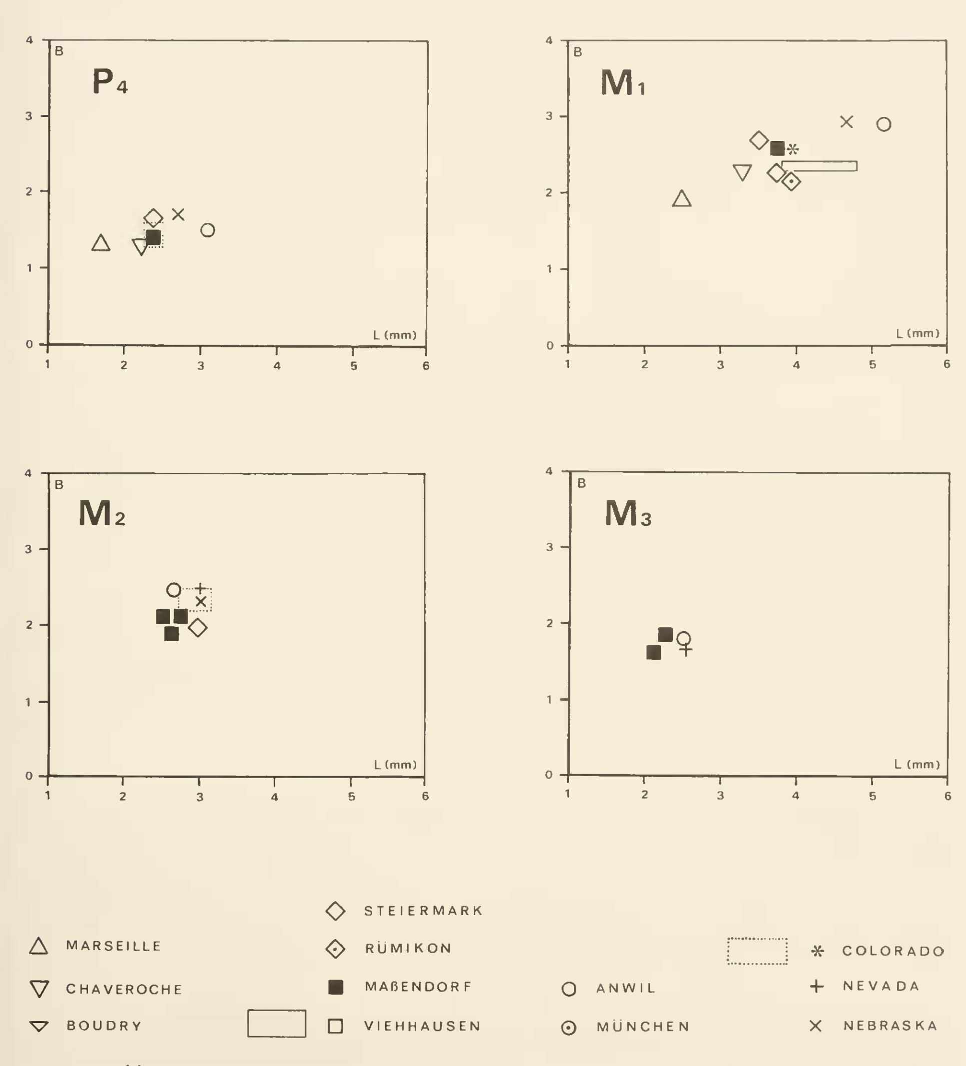


Abb. 7: Längen-Breiten-Diagramme der unteren *Plesiosorex*- und *Meterix*-Zähne.

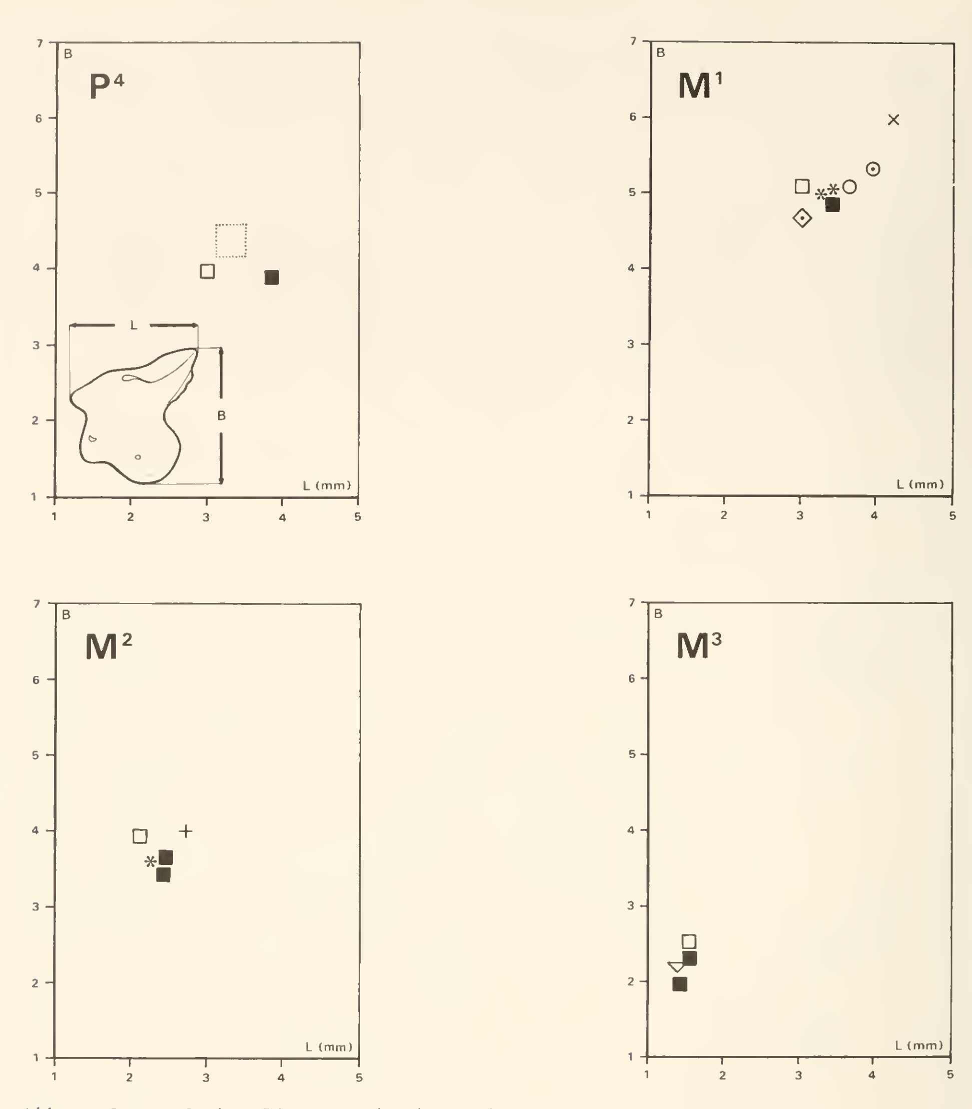


Abb. 8: Längen-Breiten-Diagramme der oberen *Plesiosorex*- und *Meterix-Zähne*. Legende siehe Abb. 7

Am Institut für Paläontologie der Universität Würzburg konnte ich die Maßendorfer Zähne mit dem noch vorhandenen, von SEEMANN (1938: 30) bearbeiteten Material aus Viehhausen vergleichen. Hierzu standen die Inv.-Nr. 44, 134, 147, 295, 298, 336 und 337 zur Verfügung (Inv.-Nr. 338 fehlte und bei Nr. 44 war der P_4 abgebrochen). Der von ENGESSER (1972: 58) als oberer Antemolar abgebildete Zahn sowie die entsprechenden Maßendorfer Exemplare stimmten mit den $I^{1/2}$ von Nr. 336 gut überein. Ein Vergleich mit den P^3 (Nr. 298, 336) aus Viehhausen ermöglichte die Zuordnung eines entsprechenden Einzelzahnes aus Maßendorf zu *Plesiosorex*. Von den P^4 sind linguale Fragmente vorhanden, die mit ihren zwei Innenhöckern und dem rundlichen Talon dem Maßendorfer P^4 gleichen. Die oberen Molaren entsprechen bis in Einzelheiten den Maßendorfer Stücken. Ist bei Nr. 336 an den $M^{1/2}$ der Verbindungsgrat zwischen

Hypoconus und Protoconus-Hinterarm etwas stärker ausgeprägt, so ist bei Nr. 298, ähnlich wie bei den Maßendorfer Exemplaren, der Hypoconus durch einen deutlichen Einschnitt vom Trigon getrennt. Eine Divergenz, die durch das unterschiedliche Alter beider Fundstellen bedingt sein könnte, zeigt der kleine Höcker auf dem labialen Zahnrand gegenüber dem Metastyl, der bei den Viehhausener M^1 nur in schwachen Andeutungen vorhanden ist. Die $M^{2/3}$ ließen keine Unterschiede erkennen. An den unteren Molaren fiel auf, daß die basale Einbuchtung zwischen Protoconid und Hypoconid oft kräftiger ausgebildet und die Labialwand an dieser Stelle stärker eingekerbt ist. Wie bei den Maßendorfer Exemplaren ist an der vorderen Ecke der M_1 nur noch ein ganz kleiner Rest eines Cingulums vorhanden, während alle $M_{2/3}$ ein deutliches Vordercingulum besitzen. Da die unteren Molaren aus Viehhausen teilweise eine starke Schmelzrunzelung aufweisen, meint man hieran bei einzelnen Zähnen (z. B. Nr. 44, 295) schwache Andeutungen eines labialen Cingulums erkennen zu können.

Die große Übereinstimmung der Zähne aus den beiden Fundstellen Viehhausen und Maßendorf sowie die Variabilität einzelner Merkmale erlauben keine artliche Unterscheidung der beiden vermutlich zeitlich nahestehenden Populationen. Ein deutliches labiales Cingulum an den unteren Molaren, wie es die Abbildungen bei Seemann (1938: Abb. 22, 23, 25) anzudeuten scheinen, fehlt allerdings oder ist höchstens in Andeutungen vorhanden. Da jedoch alle M_2 und M_3, im Gegensatz zu *P. styriacus* (Thenius 1949: Abb. 4), ein deutliches Vordercingulum besitzen, bin ich wie Engesser (1972) der Meinung, daß man die beiden Arten *P. styriacus* und *P. germanicus* vorerst nicht synonymisieren sollte.

Differentialdiagnosen

P. germanicus unterscheidet sich von *P. soricinoides* und *P.* cf. *soricinoides* aus Frankreich
- durch die größeren Maße der Zähne
- durch das Fehlen eines Außencingulums am P_4
- durch das fehlende Vordercingulum am M_1

Der M^3 von *P. germanicus* unterscheidet sich vom M^3 von *Plesiosorex.* sp. aus Boudry-Viaduc 1 (Schweiz)
- durch sein schmäleres Metaconid
- durch die starke Reduktion der hinteren Zahnhälfte

P. germanicus unterscheidet sich von *P. styriacus* aus Österreich und der Schweiz (Rümikon)
- durch schmälere P_4
- durch das deutliche Vordercingulum an den M_2 und M_3
- durch etwas größere M^1

P. germanicus unterscheidet sich von *P. schaffneri* aus Anwil (Schweiz)
- durch kürzere, schmälere P_4 und M_1
- durch den deutlich vom Protoconus getrennten kräftigen Hypoconus an den M^1
- durch den mit Höckern besetzten labialen Zahnvorsprung, der beim M^1 von Anwil bereits die Form eines Grates annimmt
- durch schwächer abstehende vordere Innenecken an den M^1

Die M^1 von *P. germanicus* unterscheiden sich vom M^1 des *Plesiosorex* sp. aus Großlappen (München)
- durch kleinere Maße
- durch den kräftigeren labialen Zahnvorsprung, der stärker gekerbt und mit Höckern besetzt ist, während beim M^1 aus Großlappen nur mehr ein Grat vorhanden ist

– durch den Verlauf des Protoconus-Hinterarms, der am Fuß des Metaconus zum Metastyl zieht und nicht wie beim Molaren aus Großlappen vom schwach angedeuteten Metaconulus zur Mitte der rückwärtigen Zahnwand abbiegt

3. Beziehungen zu den nordamerikanischen Formen

Ähnlichkeiten zwischen europäischen und nordamerikanischen Zähnen stellte als erster Dietrich (1929) fest. Stromer (1940) hat daraufhin die *Plesiosorex*-Funde aus Günzburg, dem Flinz bei München, aus Rümikon in der Schweiz und den von Seemann (1938) beschriebenen *P. germanicus* der amerikanischen Gattung *Meterix* einverleibt. Viret (1940) diskutierte ebenfalls die enge Verwandtschaft beider Gattungen, beließ die europäischen Funde jedoch bei *Plesiosorex* und plädierte dafür, den Gattungsnamen *Meterix* solange beizubehalten, bis vollständigere Dokumente eine Klärung ermöglichen. Auch Butler (1947) stellte eine große Übereinstimmung beider Gattungen fest, vereinigte sie jedoch nicht. Wilson (1960) beschrieb aus Nordamerika Funde, die mit den älteren *Plesiosorex*-Resten aus Europa stärker übereinstimmten als mit den jüngeren amerikanischen *Meterix*-Zähnen, und er benannte sie folgerichtig *P. coloradensis.* Bei einer zukünftigen Revision der nordamerikanischen Funde müssen vermutlich die *Meterix*-Reste der Gattung *Plesiosorex* zugeordnet werden (siehe hierzu Stromer 1940, Viret 1940 und Engesser 1979). Wie man sieht, ist bei *Plesiosorex* die Möglichkeit eines miozänen Faunenaustauschs zwischen der Alten und Neuen Welt schon sehr lange im Gespräch.

Engesser (1979) stellte bei einem Besuch in Amerika fest, daß sich die M^1 dieser Formen aus beiden Kontinenten in drei Merkmalen unterscheiden. Bei den amerikanischen Molaren

– ist der kräftige Hypoconus klar vom Protoconus abgesetzt, während er bei den europäischen Arten niedriger ist und sich stark an den Protoconus anlehnt;
– ist der Hügel labial vom Paraconus höher als letzterer, während bei den europäischen *Plesiosorex*-Arten der Paraconus stets diesen labialen Höcker überragt;
– sind die Erhebungen auf dem labialen Zahnvorsprung als deutliche Höcker entwickelt, während sie bei den europäischen Arten einen labialen Grat bilden.

Engesser (1979: Abb. 1) belegt diese Unterschiede, indem er die europäischen Arten *P. schaffneri* aus Anwil und *Plesiosorex* sp. aus Großlappen den amerikanischen Arten *P. coloradensis* aus Colorado und *Meterix* sp. aus Oregon gegenüberstellt. Betrachtet man das neue *Plesiosorex*-Material aus Maßendorf, läßt sich nur noch der zweite Unterschied aufrechterhalten, wobei aber der Abkauungsgrad auch eine gewisse Rolle spielen dürfte. Ansonsten ist bei den Maßendorfer M^1 und M^2 der Hypoconus sehr selbständig, und labiale Randhöcker sind ähnlich wie bei den nordamerikanischen Formen vorhanden.

Die schon von Engesser (1979) angedeutete starke Übereinstimmung der älteren Funde aus Nordamerika *(P. coloradensis)* wie aus Europa *(P. styriacus),* läßt sich an den Maßendorfer Zähnen nicht übersehen. Mit Ausnahme der etwas kürzeren, aber breiteren P^4 sind die Maße der Zähne fast gleich. Trigonid und Talonid teilen die M_1 in zwei gleiche Hälften. Der Verlauf der Cingula an den unteren Molaren (Wilson 1960: 11–13, Engesser 1979: Taf. 3b, 4b) ist bei den Maßendorfer Molaren identisch. Auch die oberen Zähne lassen die morphologische Verwandtschaft deutlich erkennen, wenn man die P^4 (Wilson 1960: Abb. 9) vergleicht oder den ähnlichen Bau des labialen Randes an den M^1 beider Formen in Betracht zieht.

Differentialdiagnosen

P. germanicus unterscheidet sich von *P. coloradensis* aus Colorado
- durch längere und schmälere P^4
- durch die gegenüber dem Paraconus niedrigere, labiale Spitze beim M^1
- durch einen kleinen, labialen Höcker am M^1, der vor dem Metastyl liegt

P. germanicus unterscheidet sich von *M. latidens* aus Nevada
- durch kleinere M^2
- durch das längere Talonid an den $M_{2/3}$
- durch ein kräftigeres Vordercingulum an den $M_{2/3}$

Hall (1928: Abb. 1) hat den einzigen oberen Molaren als M^2 bestimmt. Viret (1940: 40) und Wilson (1960: 24) betrachteten ihn als M^1. Verglichen mit den M^1 der anderen Formen, wäre er bei weitem der kleinste Zahn. Der Größe nach muß es sich um einen M^2 handeln. Mit seiner schwachen labialen Vorderecke paßt er gut zu diesen Molaren.

P. germanicus unterscheidet sich von *Meterix* sp. aus Nebraska
- durch wesentlich kleinere M^1 und kürzere M_1
- durch das Fehlen eines Vordercingulums an den M_1
- durch schwächere labiale Höcker an den M^1, die nicht die Höhe des Paraconus erreichen
- durch das kleine Höckerchen vor dem Metastyl an den M^1
- durch den andersartigen Verlauf des Protoconus-Hinterarms, der bei *Meterix* sp. ab Höhe Metaconulus nur mehr ein kurzes Stück rückwärts bis zum Fuß des Metaconus zieht

4. Bemerkungen zur phylogenetischen Entwicklung

Die ältesten Reste von *Plesiosorex* sind aus dem Oligozän Frankreichs und der Schweiz bekannt. Über die Abstammung dieser Funde weiß man nichts Näheres. Auch wenn das vorhandene Material noch sehr dürftig ist, kann man schon Tendenzen innerhalb der europäischen *Plesiosorex*-Entwicklung erkennen, wobei die M^1, M^3 und die P_4, M_1, vorerst die diagnostisch wichtigen Molaren sind.

Auffallend ist, wie stark die Maßendorfer *Plesiosorex*-Reste mit *P. coloradensis* aus Nordamerika übereinstimmen. Die sehr ähnliche Morphologie der oberen und unteren Molaren deutet auf gemeinsame Vorfahren hin, so daß ein Faunenaustausch zwischen den beiden Kontinenten unbedingt in Betracht gezogen werden muß. Da die ältesten *Plesiosorex*-Reste in Europa aus dem Ober-Oligozän stammen, während vergleichbare Funde in Nordamerika erstmals im Untermiozän auftauchen, vermutete bereits Wilson (1960: 25), daß diese Gattung zu jener Zeit aus Europa nach Nordamerika eingewandert ist. Zeitlich hat er diese ältesten nordamerikanischen *Plesiosorex*-Reste ins Hemingfordian gestellt. Er hält sie für evoluierter als *P. soricinoides* und primitiver als *P. styriacus/germanicus*. Verglichen mit den Maßendorfer Funden scheinen die amerikanischen *Plesiosorex*-Zähne tatsächlich etwas älter zu sein, wenn man das schlankere Aussehen der M^1 in Betracht zieht. Es ist daher naheliegend zu vermuten, daß diese Gattung im Untermiozän, vor ca. 24–20 Millionen Jahren, von Europa aus Nordamerika erreichte. Dieser zeitliche Ansatz fällt mit der von Fahlbusch (1979: Abb. 1) angenommenen Einwanderung von *Pseudotheridomys* nach Nordamerika zusammen.

Engesser (1979: 10–11) steht Einwanderungs-Hypothesen im Untermiozän sehr skeptisch gegenüber. Die trennenden Merkmale, die er zwischen den europäischen und nordamerikanischen Formen festgestellt hat, beziehen sich allerdings, was die europäischen Funde betrifft,

Alte Merkmale	Fortschrittliche Merkmale
M^1	
schmale, kurze Zahnform	lange, plumpe Zahnform
kräftige labiale Vorsprünge mit deutlichen Höckern am labialen Zahnrand	Reduktion des labilen Zahnrandes zu einem Grat
der Protoconus-Hinterarm läuft über den Metaconulus in Richtung Metastyl	der Protoconus-Hinterarm zieht ab dem Metaconulus abgewinkelt zum distalen Zahnrand
abgesetzter, kräftiger, kegelförmiger Hypoconus	der niedrige Hypoconus lehnt sich an die Protoconuswand an
M^3	
schmale, kurze Zahnform	der Zahn wirkt plumper
Trigon mit allen drei Haupthöckern vorhanden	hintere labiale Zahnhälfte reduziert, Metaconus zu einem Grat umgewandelt
P^4	
mit labialem Cingulum	kein Außencingulum vorhanden
M^1	
Zahn kurz	Zahn wird länger
Trigonid und Talonid teilen den Zahn in zwei gleiche Hälften	das Trigonid überwiegt gegenüber dem Talonid
Vordercingulum vorhanden	Vordercingulum fehlt

ausschließlich auf die jüngeren Zähne aus Anwil und Großlappen. Die aufgezeigten interkontinentalen Unterschiede sind demnach erst bei den jüngeren Formen ab MN 8 erkennbar. Das neue Maßendorfer Material belegt, daß die *Plesiosorex*-Arten beider Kontinente ursprünglich in ihrer Zahn-Morphologie übereingestimmt haben. Erst während der weiteren Entwicklung, die dann getrennt verlaufen sein muß, haben sich Unterschiede ausgeprägt, die sich vorerst hauptsächlich an den M^1 dokumentieren (Abb. 9). In Europa führte die Entwicklung bei diesen Zähnen zu einer Reduzierung der labialen Zahnseite, wobei sich die ursprünglich vorhandenen Außenhöcker allmählich zu einem Grat zurückbildeten. Zusätzlich verkleinerte sich der Hypoconus und lehnte sich an den Protoconus an. In Amerika dürfte die Entwicklung anders verlaufen sein. Hier sieht man z. B. bei *Meterix* sp. aus Nebraska (Engesser 1979: Tafel 5 e), daß sich die alten Merkmale ohne große Veränderung bis ins Pliozän hinein erhalten haben. Die dem Para- und Metaconus labial gegenüberliegenden Außenhöcker wurden nicht reduziert und der Hypoconus blieb als eigenständige, kräftige Spitze erhalten. Eine vergleichbare Entwicklung, die auf beiden Kontinenten ähnlich unterschiedlich verlief, hat Fahlbusch (1979: 94) schon an den *Pseudotheridomys*-Zähnen festgestellt.

Zieht man im Untermiozän die Möglichkeit eines Faunenaustauschs zwischen Europa und Nordamerika in Erwägung, so sollte neben dem bekannten und von Säugetierpaläontologen (Fahlbusch 1973: 167; 1979: 93) bevorzugten Weg über Asien und die Bering-Straße, auch die in letzter Zeit wieder stärker ins Licht gerückte Thule-Landbrücke (Friedrich & Simonarson 1981) in diese Überlegungen mit einbezogen werden. Unsere Kenntnis der asiatischen miozänen Kleinsäuger-Faunen ist noch sehr lückenhaft, aber auch aus Grönland, Island oder den Fä-

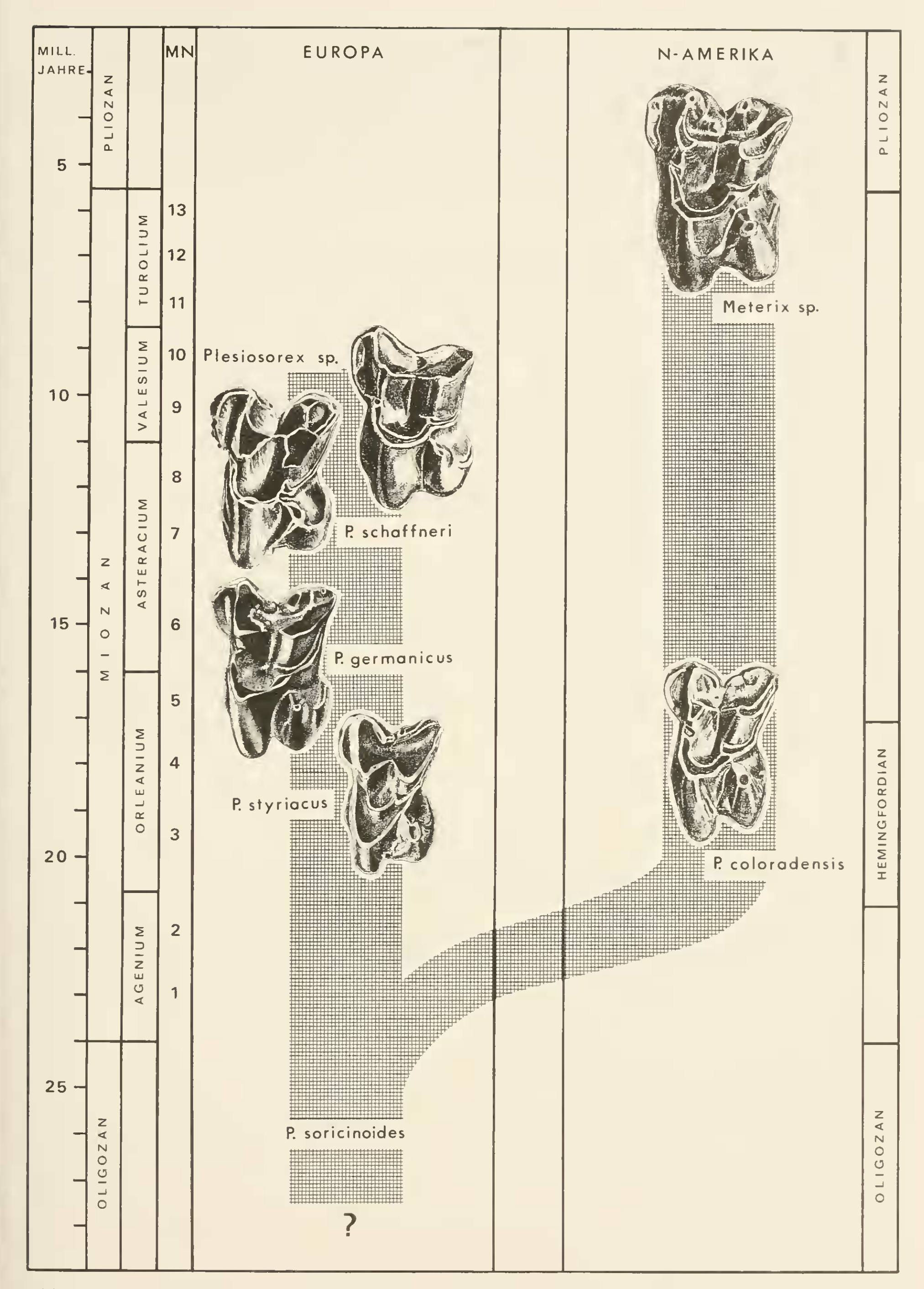


Abb. 9: Entwicklung der europäischen und nordamerikanischen *Plesiosorex*- und *Meterix*-Formen. (Zahn-Abbildungen nach ENGESSER 1979: Taf. 5)

röer-Inseln sind keine Landsäugerfunde bekannt. Deshalb gibt es vorerst aus säugetierpaläontologischer Sicht, außer auffallenden morphologischen Übereinstimmungen an Zähnen aus beiden Kontinenten, keine weiteren, wirklich stichhaltigen Argumente weder für den einen, noch für den anderen Verbindungsweg. ENGESSER (1979: 39–41) hat die Gründe zusammengefaßt, die seiner Ansicht nach gegen den langen Weg über Asien und die Bering-Straße sprechen. Er hat diese Argumente auch gegen eine hypothetische Thule-Landbrücke verwendet, womit er einen Faunenaustausch zwischen Europa und Nordamerika während des Miozäns insgesamt in Frage stellt.

Obwohl die Geschichte der Thule-Landbrücke, trotz neuer Daten bei weitem nicht geklärt ist und viele Möglichkeiten noch offen stehen, hält NILSEN (1978: 788) es für wahrscheinlich, daß der Rücken erst vor ca. 24–20 Millionen Jahren endgültig unter dem Meeresspiegel versank. Er begründet das mit Laterit-Funden in Bohrproben aus dem Meeresboden an der Nordostflanke des Island-Färöer-Rückens und kommt auch anhand von Vergleichen durchschnittlicher Absenkungsraten der Meeresbecken zu dieser Ansicht. Die neuen Laterit-Funde, zusammen mit den längst bekannten Miozän-Floren auf Island (HEER 1868–1875, FRIEDRICH & SIMONARSON 1974), sprechen ferner dafür, daß während des Tertiärs im gesamten norwegisch-grönländischen Meeresbereich ein warmfeuchtes bis gemäßigtes Klima vorherrschte. All das deutet an, daß diese durch vulkanische Aktivitäten geschaffene schmale Land- oder Insel-Brücke im Miozän mit Wald bedeckt war. Ganz gewiß ermöglichte zur damaligen Zeit kein breiter Korridor, wie im Paleozän und unteren Eozän, einen vielfältigen Faunenaustausch zwischen Europa und Nordamerika. Aber es ist aus den vorhin genannten Gründen auch nicht ganz abwegig anzunehmen, daß hier kurzzeitig eine schmale Türe nach Nordamerika offenstand, die mit einer entsprechend großen Filterwirkung es nur wenigen Arten (siehe: STRAUCH 1970: 392) ermöglichte, noch im Untermiozän vor 24–20 Millionen Jahren, den Atlantik zu überqueren. Selbst eine stark vom Zufall abhängige Ausbreitung durch „Insel-Springen", wie es SIMPSON (1984: 106) im Altpliozän zwischen Nord- und Südamerika vermutete, könnte in diesem Zusammenhang teilweise eine Rolle gespielt haben.

5. Schriftenverzeichnis

BLAINVILLE, H. & DUCROTAY, M. DE (1839–1864): Ostéographie des Mammifères. Tome I, Livraison 6-H, Insectivores. – 155 S.; Paris.

BUTLER, P. M. (1948): On the Evolution of the Skull and Teeth in the Erinaceidae, with Special Reference to Fossil Material in the British Museum. – Proc. Zool. Soc. London, **118**: 446–500, 28 Abb.; London.

DIETRICH, W. O. (1929): Referat über Stromers „Wirbeltiere im obermiocänen Flinz Münchens". – Neues Jahrb. f. Mineral. etc., **3**: 776–778; Stuttgart.

ENGESSER, B. (1972): Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsber. Naturforsch. Ges. Baselland, **28**: 35–363, 134 Abb., 6 Tab., 38 Diagr., 6 Taf.; Liestal.

ENGESSER, B. (1979): Relationships of some Insectivores and Rodents from the Miocene of North America and Europe. – Bull. Carnegie Mus. Pittsburgh, **14**: 1–68, 12 Abb., 1 Tab., 20 Taf.; Pittsburgh.

ENGESSER, B. & MAYO, N. A. (1987): A Biozonation of the Lower Freshwater Molasse (Oligocene and Agenian) of Switzerland and Savoy on the Basis of fossil Mammals. – Münchner Geowiss. Abh., (A) **10**: 67–84, 2 Abb.; München.

FAHLBUSCH, V. (1976): Report on the International Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. – Newsl. Stratigr., **5** (2/3): 160–167, 1 Tab.; Berlin.

FAHLBUSCH, V. (1979): Eomyidae – Geschichte einer Säugetierfamilie. – Paläont. Z., **53**: 88–97, 2 Abb.; Stuttgart.

FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän – Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. – Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., **21**: 121–127, 1 Tab.; München.

FRIEDRICH, W. L. & SIMONARSON, L. A. (1974): Bemerkungen zur Neogen-Flora von Island. – Courier Forschungs-Institut Senckenberg, **10**: 5–6; Frankfurt.

FRIEDRICH, W. L. & SIMONARSON, L. A. (1981): Die fossile Flora Islands: Zeugin der Thule-Landbrücke. – Spektrum der Wissenschaft, Jg. **1981** (10): 22–31, 11 Abb.; Heidelberg.

HALL, E. R. (1929): A second new genus of hedgehog from the Pliocene of Nevada. – Univ. California Publ., Bull. Dept. Geol. Sci., **18** (8): 227–231, 1 Abb.; Berkeley, London.

HEER, O. (1868–1875): Flora fossilis arctica; Zürich.

HOFMANN, A. (1892): Beiträge zur miozänen Säugetierfauna der Steiermark. – Jahrb. der k. k. geol. Reichsanst., **42**: 63–76, 2 Taf.; Wien.

MOJON, P.-O., ENGESSER, B., BERGER, J.-P., BUCHER, H. & WEIDMANN, M. (1985): Sur l'âge de la Molasse d'Eau douce inférieure de Boudry NE. – Eclogae geol. Helv., **78** (3): 631–667, 18 Abb.; Basel.

NILSEN, T. H. (1978): Tertiary laterite on the Island-Faeroe Ridge and the Thulean land bridge. – Nature, **274**: 786–788; London.

POMEL, A. (1853): Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles. – 153 S.; Paris (Baillière).

SCHLOSSER, M. (1887/1888): Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodontier und Carnivoren des europäischen Tertiärs. – Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns, ibd. **6 u. 7**: 1–143, 225–492; Wien.

SCHÖTZ, M. (1983): Die Kiesgrube Maßendorf, eine miozäne Fossil-Fundstelle im Nördlichen Vollschotter Niederbayerns. – Documenta naturae, **11**: 1–29, 2 Abb., 3 Tab.; München.

SEEMANN, I. (1938): Die Insektenfresser, Fledermäuse und Nager aus der obermiozänen Braunkohle von Viehhausen bei Regensburg. – Palaeontographica, A, **89**: 1–55, 35 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.

SIMPSON, G. G. (1984): Fossilien: Meilensteine zur Geschichte des Lebens. – 250 S.; Verlag Spektrum der Wissenschaft, Heidelberg.

STRAUCH, F. (1970): Die Thule-Landbrücke als Wanderweg und Faunenscheide zwischen Atlantik und Skandik im Tertiär. – Geol. Rundschau, 60(1): 381–417, 2 Abb.; Stuttgart.

STROMER, E. (1928): Wirbeltiere im obermiozänen Flinz Münchens. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Abt., **23**(1): 1–71, 3 Abb., 3 Taf.; München.

STROMER, E. (1940): Die jungtertiäre Fauna des Flinzes und des Schweiß-Sandes von München. – Nachträge und Berichtigungen. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. (N. F.), **48**: 1–102, 3 Abb., 3 Taf.; München.

THENIUS, E. (1949): Zur Revision der Insectivoren des steirischen Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs II. – Sitz. ber. österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., I, **159** (9/10): 671–693, 5 Abb., 5 Tab.; Wien.

UNGER, H. J. (1983): Lithologie und Sedimentologie der Kiesgrube Maßendorf (Niederbayern). – Documenta naturae, **11**: 48–59, 1 Abb., 4 Tab.; München.

VIRET, J. (1940): Etude sur quelques Erinacéidés fossiles, genres Plesiosorex, Lanthanotherium. – Trav. Lab. Géol., Fac. Sci., XXXIX, **28**: 33–65, 20 Abb., 1 Taf.; Lyon.

VIRET, J. (1946): Sur un nouvel exemplaire de Plesiosorex soricinoides BLAINV. des argiles stampiennes de Marseille Saint-André. – Eclogae geol. Helv., **39** (2): 314–317, 1 Abb.; Basel.

WILSON, R. W. (1960): Early Miocene Rodents and Insectivores from Northeastern Colorado. – Univ. of Kansas Paleont. Contr. Vertebrata, **7**: 1–92, 131 Abb.; Kansas.